尾巨桉 DH3229 幼苗对硝普钠-酸铝互作的响应[1]

侯文娟[1,2] 罗文姬[1] 韦洁[3] 胡厚臻[1,4] 王凌晖[1] 滕维超[1*]
（1 广西大学 林学院，广西南宁 530004; 2 河南省卫辉市农林局，河南 卫辉 453100; 3 广西南宁市大王滩水库管理处，广西 南宁 530218; 4 南宁职业技术学院，广西 南宁 530008 ）

摘要：该试验以广西林科院提供的尾巨桉 DH3229 幼苗为供试材料，以分析纯 $AlCl_3 \cdot 6H_2O$ 为铝的供体，以硝普钠（SNP）作为一氧化氮（NO）的供体，设置 3 个 SNP 浓度（0、10 和 500 μmol·L^{-1}）和 2 个 Al 水平(0 和 5 mmol L^{-1})，每 5 天浇一次含不同浓度 Al 和 SNP 的营养液，持续 20 周。分析铝胁迫对幼苗生长生理特性的影响并探讨不同浓度外源 SNP 施加对植物铝毒害有无缓解作用及其缓解机理。试验结果表明，铝施加能够显著降低尾巨桉 DH3229 幼苗的生物量，叶片叶绿素 a、总叶绿素含量，叶绿素 a/b 值和可溶性糖含量；铝胁迫显著增加幼苗相对电导率、MDA、SOD、游离脯氨酸含量。而外源施加适量 (10 μmol·L^{-1}) 的 SNP 能使铝胁迫下桉树幼苗根、叶等生物量、叶片叶绿素含量和 Chl a/b 显著提高，同时降低其相对电导率、MDA 含量和游离脯氨酸含量，可见 SNP 具有双重性，适量SNP施加可有效缓解铝对桉树生长的胁迫，高浓度 (500 μmol·L^{-1}) SNP 则产生硝化胁迫从而抑制桉树的生长。该研究结果对选择适宜的 SNP 浓度缓解桉树铝胁迫危害具有一定实践意义。

关键词：速生桉，铝毒害，一氧化氮，缓解，氧化胁迫
DOI：10.11931/guihaia.gxzw201802016

Response of *Eucalyptus* DH3229 seedlings to SNP- acid aluminum nitrate interactions

Hou Wenjua, Luo Wenji, Wei Jie, Hu Houzhen, Wang Linghui, Teng Weichao
(1. *College of forestry,Guangxi University*, Guangxi Nanning,530004; 2. *Henan Weihui Agriculture and Forestry Bureau*, Henan Weihui, 453100; 3. *Dawangtan Beach Reservoir Management, Guangxi Nanning*, 530218; 4. *Nanning College for Vocational Technology*, Guangxi Nanning, 530008)

Abstracr: With *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* DH3229 seedlings as test material, a experiment was conducted to study nitric oxide(NO) alleviate the toxic effects of Aluminum(Al). In this experiment, *E. urophylla* × *E. grandis* DH3229 were subjected to six treatments (two levels of Al stress and three levels of SNP). In this paper, we

---

收稿日期：2018-02-08
基金项目：国家自然科学基金项目(31360174)；广西壮族自治区林业厅科技项目(桂林科研(2015)第 25 号)。[Supported by Natural Science Foundation of China，31360174; Guangxi Forestry Department Science and Technology Project, NO:(2015), 25]
第一作者介绍：侯文娟（1988-），女，河南安阳人，硕士研究生，研究方向为森林培育，（E-mail）1083921118@qq.com
*通讯作者：滕维超（1984-），男，广西南宁，博士，讲师，研究方向为植物胁迫、人工林培育，（E-mail）vincentt@yeah.net

measured four plant growth indexs (Root Biomass, Stem Biomass, Leaf Biomass, and Root stem ratio) and nine plant physiologic indexs (Chlorophyll a, Chlorophyll b, Chlorophyll a+b, Chlorophyll a/b, MDA conten, Relative electrical conductivity, Free proline content, Soluble sugar content, and SOD content) among different treatments. We used one-way ANOVAs and Duncan multiple-range test to exam the differences between four plant growth indexs and nine plant physiologic indexs in six treatments. And then, we used PCA (principle conponent analysis) to reduce the number of dimensions without much loss of information based on similarities and differences, and we defined a limited number of "principal components" that describe independent variation structures in the data. In the last, we choose a appropriate SNP content to alleviate the toxic effects of Al. The results showed that: Al stress significantly inhibited root, stem, leaf biomass of seedlings, and the content of leaf Chl a, Chl a+b. Meanwhile Al stress significantly increased the relative electrical conductivity, MDA, SOD, and proline content. The application of 10 μmol L^{-1} SNP increased siginificantly root and leaf biomass, the content of Chl a and Chl b, Chl a/b under Al stress; and decreased siginificantly the relative electrical conductivity, MDA, and proline content. Apply an appropriate amount of SNP could effectively alleviate the toxic effects of Al on *Eucalyptus* seedling growth. However, high concentration SNP could inhibit the growth of *Eucalyptus* seedling. These conclusions can serve as an important guide for enhancing the resistance to Al toxicity of *Eucalyptus* species growth on acid soil.

Key words: *Eucalyptus*，Aluminum toxicity，Nitric oxide，Relieve，Oxidative stress

铝(Al)在正常情况下，对植物无显著影响，但当土壤 pH 低于 5.5 时，铝会从结晶中逐渐解离，以离子态释放到溶液中，直接危害植物生长，降低了酸性土壤上农作物的生产力，其中以 $A1^{3+}$形态毒性最强(Kochian, 1995)。全世界大约 30%的土地面积属于 pH 低于 5.5 的酸性土壤，其中大约 60%的酸性土壤分布在发展中国家。近年来，由于酸雨沉降、农作物施肥不当、以及环境条件的恶化，导致土壤酸化愈来愈严重。

速生桉(*Eucalyptus*)是世界上著名的三大速生树种之一，也是世界上最具价值的阔叶树硬质材之一，主要分布在我国西南部的两广及云贵地区(黄晖, 2004)。广西以尾巨桉 DH3229 和巨尾桉广林九号应用范围最广(吴永富等, 2012; 韦子仲, 2015)。桉树是属于比较喜酸的树种，我国南方土壤为富铁铝化的酸性土壤，研究表明铝毒害可能是抑制我国南方速生桉生长的潜在因素(杨梅等, 2011; 叶绍明, 2007; Nguyen et al, 2003)。如何解决我国南方大面积速生桉人工林铝毒害问题，提高富铝化酸性土壤的速生桉林地生产力，缓解桉树人工林的地力衰退，是目前

我国林业生产中亟待解决的问题。目前，有关 NO 在植物耐铝毒中的作用的相关研究已经取得一定进展，已发现在决明子、红芸豆、小麦、绿豆、大豆和水稻等多种植物中添加 NO 均有缓解植物铝毒害的作用(Wang & Yang, 2005; Zhang et al, 2008; 侯宁宁, 2009; 杨利娟, 2009; Wang et al, 2010)，但关于 NO 对铝胁迫下速生桉的缓解作用尚未见报道，外源施加的方式操作起来较其他方式更简便，有可能提高桉树耐铝性和酸性土地资源利用率。本实验研究不同浓度一氧化氮对铝毒害下 DH3229 铝毒害中的调控作用，分析添加 NO 是否提高桉树耐铝性，寻求缓解桉树生长所受酸铝胁迫的方式。

1 研究区概况与研究方法

1.1 材料准备

供试苗木为广西林科院提供的 3 个月龄长势健康且一致的尾巨桉 DH3229（后称 DH3229）组培苗。在广西大学林学院苗圃基地(108°17′E， 22°50′N)进行试验，2014 年 4 月将苗木移植到规格为 500 mm(内径)×400 mm(盆高)的中，每盆种植桉树 1 株，正常浇水养护持续一周时间，然后开始每周浇一次改良 Hoagland 营养液，每盆浇 1 升，缓苗一个月后，于 2014 年 5 月开始进行硝普钠-铝处理。开始处理后改为每两周浇一次用 HCl 或 NaOH 将 pH 调节到 4.1~4.2 的改良 Hoagland 营养液。铝的供体为分析纯 $AlCl_3 \cdot 6H_2O$，硝普钠（SNP）作为一氧化氮（NO）的供体。

1.2 试验设计

采用完全随机试验，参考 Yang et al (2015)和杨林通(2011)的研究，略有改动，设置 3 个 SNP 浓度（0、10 和 500 μmol·L^{-1}）和 2 个 Al 水平(0 和 5 mmol L^{-1})，共计 6 个处理（表 1），每处理 10 个重复。每 5 天浇一次含不同浓度 Al 和 SNP 的营养液，持续 20 周。CN-的浓度用亚铁氰化钠调平，营养液的 pH 用 HCl 或 NaOH 调节到 4.1-4.2。

表 1 试验处理

Table 1 experimental treatment

处理 Treatments	Al 水平 Al level (mmol L^{-1})	SNP 浓度 SNP concentration (μmol L^{-1})
处理 1 对照 T1 CK	0	0
处理 2 T2	5	0
处理 3 T3	0	10
处理 4 T4	5	10
处理 5 T5	0	500
处理 6 T6	5	500

1.3 试验方法

处理结束后按照植物生理学实验指导的方法测量包括叶片叶绿素含量、相对电导率、丙二醛、游离脯氨酸、可溶性糖、SOD 含量等相关生理指标(张志良, 1990)。每处理选 3 株长势平均具有代表性的苗木测定生物量。

2 结果与分析

2.1 SNP-Al 互作对 DH3229 生物量的影响

由表 2 可知，不施加 SNP 时，5 mmol L^{-1} Al 胁迫下 DH3229 根茎叶生物量相对于 CK 分别减少了 28.56%、34.78%和 44.97%，差异极显著，表明 Al 胁迫显著抑制桉树幼苗的生长。无 Al 胁迫的情况下，外源添加 10 μmol L^{-1} SNP 处理并不显著影响根茎叶生物量（P>0.05），而外源施加 500 μmol L^{-1} SNP 则抑制根茎叶生物量积累（P<0.01）。说明了低浓度 SNP 对速生桉生长无显著影响，高浓度的 SNP 对速生桉生长产生抑制作用。而 Al 胁迫情况下，外源添加 10 μmol L^{-1} SNP 导致根、茎、叶生物量对比不加 SNP 的处理分别提高了 23.81%、12.49%、57.59%，极显著增加了根系和叶子的生物量（P<0.01），当增加 SNP 浓度至 500 μmol L^{-1} 时，生物量显著降低。

表 2 SNP-Al 互作对 DH3229 生物量的影响

Tab.2 Effects of different Al and SNP levels on biomass of DH3229

指标 Index	Al 施加量 Al application(mmol L^{-1})	SNP 施加量 SNP application(μmol L^{-1})		
		0	10	500
根系生物量	0	(162.27±4.77)^{aA}	(164.65±5.31)^{aA}	(110.2±2.6)^{cC}
Root Biomass(g)	5	(115.91±5.73)^{cC}	(143.47±3.95)^{bB}	(114.97±4.61)^{cC}
茎生物量	0	(142.5±4.85)^{aA}	(132.6±5.97)^{abAB}	(96.97±4.085)^{cC}
Stem biomass	5	(92.93±5.4)^{cC}	(104.5±4.47)^{cC}	(93.93±4.80)^{cC}
叶生物量	0	(99.33±4.04)^{aA}	(99.3±3.387)^{aA}	(84.87±3.95)^{bB}
Leaf biomass(g)	5	(54.67±4.71)^{dD}	(86.2±3.02)^{bB}	(71.07±1.99)^{cC}
根冠比	0	(0.67±0.01)^{abAB}	(0.74±0.05)^{aAB}	(0.61±0.01)^{bB}
Root shoot ratio(g)	5	(0.79±0.09)^{aA}	(0.79±0.03)^{aA}	(0.7±0.04)^{abAB}

注:表中数据为平均值±标准差，不同小写表示同一指标不同处理间在0.05 水平上差异显著。下同。

Note: Each value is the mean±SD, different lowercase letters respectively represent the same indicators significant effects among different treatment at 0.05 levels. The same as below.

2.2 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片色素的影响

由表 3 可知，不施加 SNP 时，Al 胁迫显著降低了叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量和 Chl a/b 比值，分别降低了 39.23%，11.95%，32.52%和 30.84%，说明铝胁迫能抑制光合色素含量。无 Al 胁迫情况下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 不显著影响叶色素含量（P>0.05），添加 500 μmol L^{-1} SNP 处理极显著降低叶色素含量（P<0.01）。说明了低浓度 SNP 对 DH3229 叶片色素无显著影响，高浓度的 SNP 抑制光合色素含量。Al 胁迫情况下，施加 10 μmol L^{-1} SNP 叶片 Chl a、

Chl a+b 含量和 Chl a/b 相对不施加 SNP 处理分别提高了 43.72%、34.79%、23.71%，差异极显著（P＜0.01）。当增加 SNP 浓度至 500 μmol L^{-1} 时，光合色素含量显著降低。由此可见，适宜浓度的 SNP 有利于增加铝胁迫下桉树幼苗的光合色素含量，但是过高的 SNP 含量不能增加铝胁迫下桉树幼苗的光合色素含量。

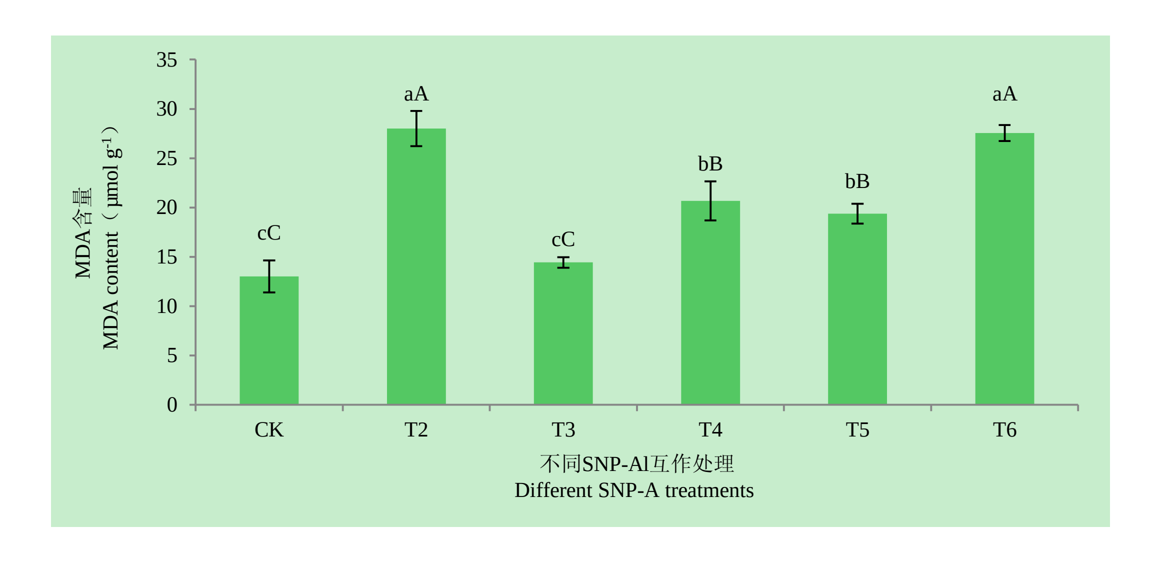
表 3 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片色素的影响

Tab.3 Effects of different Al and SNP levels on Photosynthetic pigment of DH3229

指标 Index	Al 施加量 Al application(m mol L^{-1})	SNP 施加量 SNP application(μmol L^{-1})		
		0	10	500
叶绿素 a Chlorophyll a(mg.g^{-1}.FW)	0	0.68^{aA}	0.70^{aA}	0.50^{cC}
	5	0.41^{dD}	0.60^{bB}	0.41^{dD}
叶绿素 b Chlorophyll b(mg.g^{-1}.FW)	0	0.22^{abA}	0.24^{abA}	0.26^{aA}
	5	0.20^{bA}	0.23^{abA}	0.22^{abA}
总叶绿素 Chlorophyll a+b(mg.g^{-1}.FW)	0	0.91^{aA}	0.94^{aA}	0.76^{cB}
	5	0.61^{dC}	0.829^{bB}	0.62^{dC}
叶绿素 a/b	0	3.06^{aAB}	3.15^{aA}	1.96^{cC}
Chlorophyll a/b	5	2.12^{cC}	2.62^{bB}	1.83^{cC}

2.3 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片丙二醛（MDA）含量的影响

由图 1 可知，在无 SNP 添加时，5 mmol L^{-1} Al 胁迫下，叶片 MDA 含量比 CK 增长 115.43%，差异极显著（P＜0.01）。无 Al 胁迫情况下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 对叶片 MDA 含量无显著影响（P＞0.05）；添加 500 μmol L^{-1} SNP 显著提高 MDA 含量（P＜0.01）。5 mmol L^{-1} Al 胁迫情况下，施加 10 μmol L^{-1} SNP 极显著降低了 MDA 含量（P＜0.01），但添加 500 μmol L^{-1} SNP 并不降低 MDA 含量（P＞0.05）。



注:图中数据为平均值±标准差，不同小写表示同一指标不同处理间在0.05 水平上差异显著。下同。

Note: Each value is the mean±SD, different lowercase letters respectively represent the same indicators significant effects among different treatment at 0.05 levels. The same as below.

图 1 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片丙二醛（MDA）含量的影响

Fig.1 Effects of different Al and SNP levels on MDA content in leaves of DH3229

2.4 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片质膜透性的影响

由图 2 可知，无 SNP 添加时，5 mmol L^{-1} Al 胁迫下，叶片相对电导率比 CK 增长 267.14%，差异极显著（*P*＜0.01）。无 Al 胁迫情况下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 对叶片相对电导率无显著影响（*P*＞0.05）；添加 500 μmol L^{-1} SNP 显著提高叶片相对电导率（*P*＜0.01）。5 mmol L^{-1} Al 胁迫时，添加 10 μmol L^{-1} SNP 处理极显著降低了叶片相对电导率（*P*＜0.01）而添加 500 μmol L^{-1} SNP 处理并不降低 Al 胁迫下幼苗叶片的相对电导率（*P*＞0.05）。可见，Al 胁迫导致叶片相对电导率显著升高，而施加 10 μmol L^{-1} SNP 降低了叶片相对电导率，一定程度上缓解了桉树所遭受的铝胁迫。

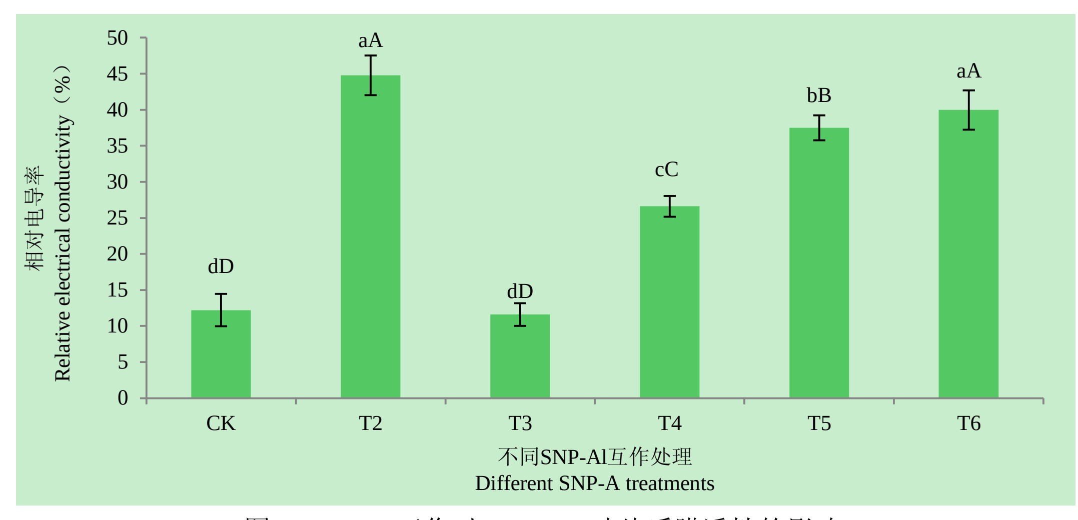


图 2 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片质膜透性的影响

Fig.2 Effects of different Al and SNP levels on membrane permeability in leaves of DH3229

2.5 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片游离脯氨酸含量的影响

脯氨酸是植物细胞渗透调节物质，由图 3 可知，不添加 SNP 时，5 mmol L^{-1} Al 胁迫下脯氨酸含量达到 125.18 μg.g^{-1}，比对照增加 41.65%，差异极显著（*P*＜0.01）。无 Al 胁迫情况下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 对叶片游离脯氨酸含量无显著影响(*P*＞0.05)；添加 500 μmol L^{-1} SNP 显著提高叶片游离脯氨酸含量(*P*＜0.01)。5 mmol L^{-1} Al 胁迫下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 的脯氨酸含量是 100.13μg.g^{-1}，，相比不添加 SNP 处理降低 20%，差异极显著（*P*＜0.01）；添加 500 μmol L^{-1} SNP 的脯氨酸含量与不添加 SNP 处理相比并无显著差别。

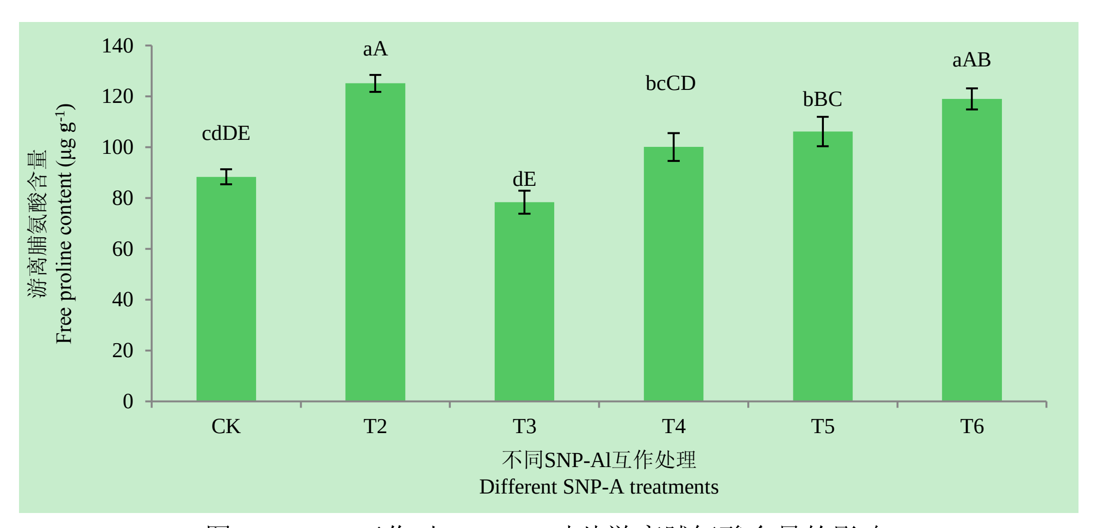


图 3 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片游离脯氨酸含量的影响

Fig. 3 Effects of different Al and SNP levels on free proline content in leaves of DH3229

2.6 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片可溶性糖含量的影响

由图 4 可知，不添加 SNP 时，Al 胁迫导致叶片可溶性糖含量相对 CK 减少 25.13%，差异极显著（P＜0.01）。无 Al 胁迫情况下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 对叶片可溶性糖含量无显著影响（P＞0.05）；添加 500 μmol L^{-1} SNP 显著降低叶片可溶性糖含量（P＜0.01）。5 mmol L^{-1} Al 胁迫下，添加 SNP 处理并不显著影响叶片可溶性糖含量（P＞0.05）。

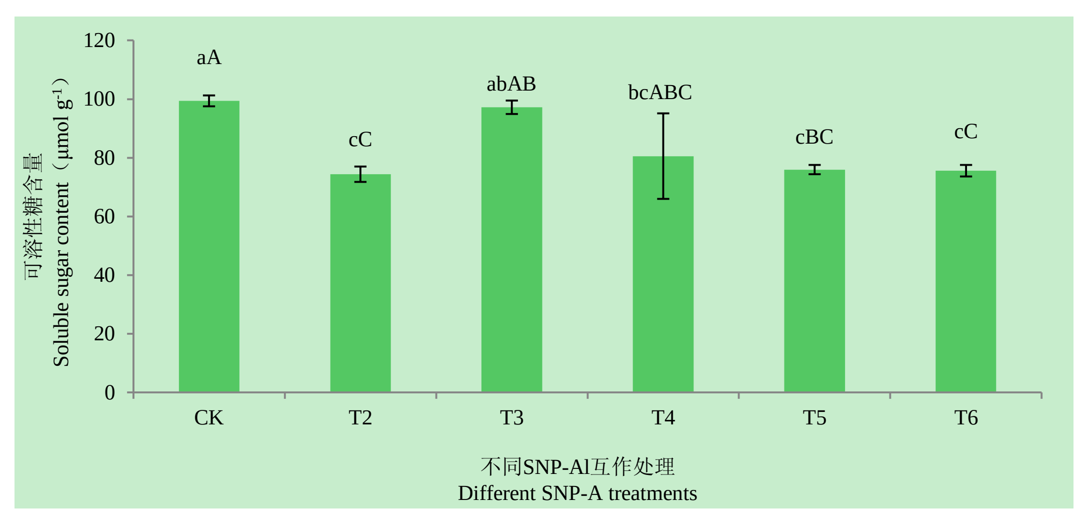


图 4 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片可溶性糖含量的影响

Fig. 4 Effects of different Al and SNP levels on soluble sugar in leaves of DH3229

2.7 SNP-Al 互作对铝胁迫下 DH3229 抗氧化系统酶活力的影响（SOD）

由图 5 可知，不添加 SNP 时，Al 胁迫导致叶片 SOD 含量相对 CK 增加 189.22%，差异极显著（P＜0.01）。无 Al 胁迫情况下，添加 10 μmol L^{-1} SNP 对叶片 SOD 含量无显著影响（P＞0.05）；添加 500 μmol L^{-1} SNP 显著增加叶片 SOD 含量（P＜0.01）。5 mmol L^{-1} Al 胁迫下，添加 10 μmol L^{-1} 和 500 μmol L^{-1} SNP 时 SOD 含量相对不添加 SNP 的处理增加 53%和 65%，差异极显著（P＜0.01）。

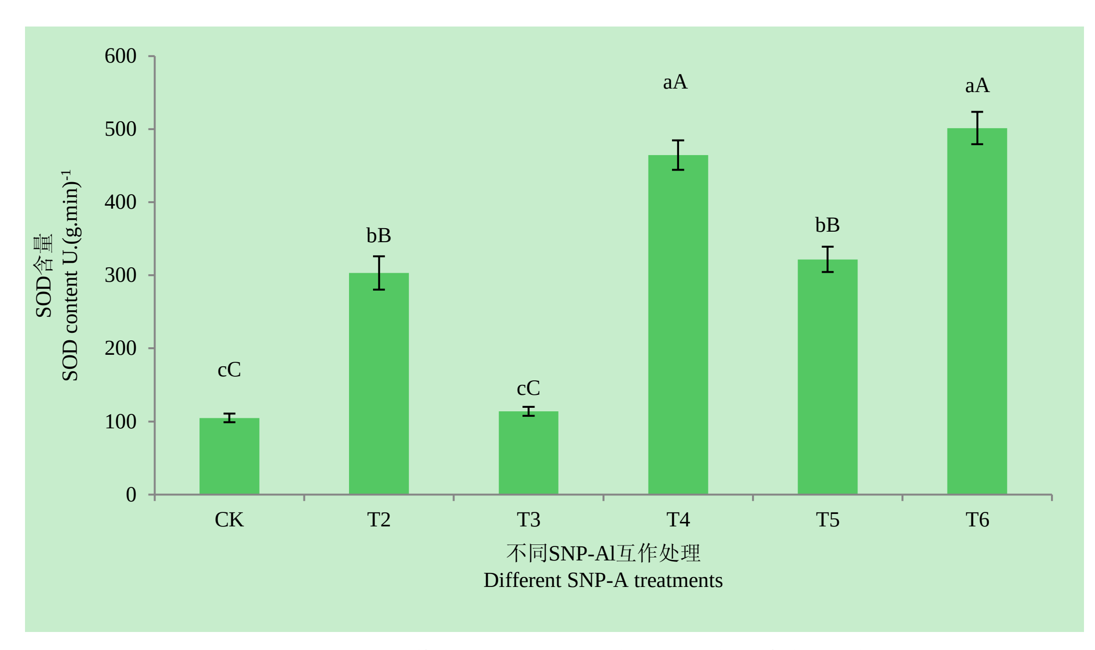


图 5 SNP-Al 互作对 DH3229 叶片 SOD 酶活力的影响

Fig. 5 Effects of different Al and SNP levels on SOD enzyme activity of DH3229

2.8 SNP-Al 互作对 DH3229 生长生理指标的综合评价

以上结果表明，SNP-Al 互作下，DH3229 的生长和生理指标呈现出不同的变化趋势，对 11 个原始指标做主成分分析（如表 4 所示）进行综合评价，提取前 2 个主成分，累计贡献度占到所有原始指标的 94.5%。

表4 主成分解释的总方差

Tab.4 principal components of the total variance

成份 Components	初始特征值 Initial Eigenvalues			提取平方和载入		
	合计 Total	方差的 % Variance of %	累积 % Accumulation %	合计 Total	方差的 % Variance of %	累积 % Accumulation %
1	9.036	82.146	82.146	9.036	82.146	82.146
2	1.360	12.365	94.512	1.360	12.365	94.512
3	0.463	4.206	98.717			
4	0.105	0.952	99.670			
5	0.036	0.330	100.000			

第一主成分主要包括根茎叶生物量等生长指标以及叶绿素 a 含量、叶绿素总量、相对电导率、MDA、可溶性糖、游离脯氨酸以及 SOD 含量，第二主成分主要反映叶绿素 b 的含量。进一步计算得到两个主成分中所有原始指标的相应系数，得出主成分表达式：

$$F1=0.31X_1+0.32X_2+0.31X_3+0.33X_4+0.10X_5+0.32X_6-0.33X_7-0.32X_8+0.32X_9-0.33X_{10}-0.26X_{11}$$

$$F2=-0.25X_1-0.20X_2+0.27X_3+0.023X_4+0.81X_5+0.14X_6+0.08X_7-0.17X_8-0.22X_9-0.10X_{10}-0.24X_{11}$$

以每个主成分对应得特征值占所提取的主成分总的特征值之和的比例作为权重，得出主成分综合模型：

$$F=0.24X_1+0.25X_2+0.31X_3+0.29X_4+0.19X_5+0.30X_6-0.27X_7-0.30X_8+0.25X_9-0.30X_{10}-0.19X_{11}$$

如表 5 所示，处理 1（对照 CK）和处理 3 的主成分 1 得分最高，处理 5 的主成分 2 得分最高，综合主成分排序为：处理 3、处理 1、处理 4、处理 5、处理 6、处理 2。

表 5 主成分值

Tab.5 principal component values

处理 Treatments	主成分 1 得分 Principal component 1 score	排序 Rank	主成分 2 得分 Principal component 2 score	排序 Rank	综合主成分得分 Comprehensive principal component score	排序 Rank
处理 1 对照 T1 CK	3.51	1	-0.59	5	2.97	2
处理 2 T2	-3.29	6	-1.42	6	-3.05	6
处理 3 T3	3.55	2	-0.36	4	3.04	1
处理 4 T4	0.07	3	0.53	2	0.13	3
处理 5 T5	-0.90	4	2.00	1	-0.52	4
处理 6 T6	-2.93	5	-0.16	3	-2.57	5

3 结论与讨论

植物的生物量累积以及生物量分配(即根冠比值)是表征其受胁迫程度的常用的生长指标(周琦和祝遵凌, 2015)。根、茎和叶生物量积累等生长结果表明(表 2)，5 mmol L^{-1} 铝施加显著抑制 DH3229 苗木生长。这与王水良、张启明和 Nguyen 等的研究结果一致，可能的原因是铝胁迫能抑制植物细胞伸长和分裂，抑制根尖对营养元素的吸收能力，致使植物缺乏生长所需养分(Nguyen et al, 2005; 王水良等, 2010; 张启明等, 2011)。叶片光合色素的产生机构叶绿体是植物光合作用的主体(陈屏昭等, 2004)。铝胁迫条件下，多数植物都表现出叶绿素合成受抑制的现象，铝胁迫直接影响光合器官的结构和活性(Akaya & Takenaka, 2001; 应小芳和刘鹏, 2005)。试验中，铝胁迫显著降低 DH3229 叶片 Chl a、总叶绿素含量和 Chl a/b 含量。叶绿素 a、b 含量的降低将抑制植物叶片进行正常的光合作用，且 Car 和 Chl a/b 的下降则可能预示植物抗逆性的下降，这与肖祥希的研究结果相似(肖祥希等, 2005)。铝胁迫可以通过影响线粒体的功能，产生过量的超氧自由基，造成膜质过氧化反应的增加(Nguyen et al, 2005)，膜质过氧化程度增大，这可能导致铝胁迫下电解质外渗增加，电导率升高。植物器官衰老时或在逆境条件下，自由基作用于脂质发生过氧化反应，产生 MDA，可通过 MDA 间接测定膜系统受损程度和细胞内活性氧含量(周琦等, 2015; 侯文娟, 2016; 侯文娟等, 2016)。SOD

可以消除体内的植物体遭受氧化作用产生的自由基，SOD 含量变化对植物体氧化和抗氧化的平衡起着至关重要的作用(Wei et al, 2006)。本试验中，铝胁迫下 DH3229 的 SOD 含量显著提高，是因为其受到铝的毒害，产生了大量的活性氧，植物体受到刺激而相应地产生更多的 SOD 来清除自由基。试验中，铝胁迫下 DH3229 的 MDA、SOD 含量显著增加，相对电导率和脯氨酸含量显著增加，细胞膜透性显著增大，可溶性糖含量显著降低。造成的原因可能是在逆境胁迫下植物组织会产生并大量积累 O_2、H_2O_2 等活性氧，这种物质能直接攻击膜系统，导致膜脂过氧化，诱发脱脂化，降低了膜的流动性，增加细胞膜的透性，最终导致细胞膜系统遭到破坏和活性氧防御系统失衡。

铝毒胁迫下植物根系 ROS 积累导致的氧化损伤是铝毒害植物的重要原因(Richards et al, 1998; Boscolo et al, 2003; Yin et al, 2010)，可见植物抗氧化能力增强有利于其抵御铝毒害(Sharma & Dietz, 2009)。NO 可以通过提高植物抗氧化系统，保护植物免受胁迫造成的氧化损伤(Tian & Lei, 2006; Shi et al, 2014)。本研究表明，施加 10 μmol L^{-1} SNP 能显著缓解铝胁迫对 DH3229 的生长抑制，这与前人研究结果相似(Horst et al, 2010; Saxena & Shekhawat, 2013)，其原因可能是施加 10 μmol L^{-1} SNP 能有效提高 Al 胁迫下叶片叶绿素含量，并增加 Chl a/b，同时降低相对电导率、MDA 含量和游离脯氨酸含量，可见 NO 可以有效缓解铝胁迫对叶片质膜透性和过氧化反应伤害同时纠正其对叶片细胞膜系统和活性氧防御系统失衡。添加 10 μmol L^{-1} SNP，SOD 含量上升，这个与 Zhanget al (2008)的研究结果类似，原因是外源 NO 可通过降低膜脂过氧化、增加 SOD、CAT、APX 活性和脯氨酸含量以及降低活性氧含量来提高植物耐 Al 性。施加高浓度的 SNP(500 μmol L^{-1} 对铝胁迫无缓解作用。在无铝胁迫下，施加 500 μmol L^{-1} SNP 导致根、茎、叶等生物量显著下降，这可能由于 NO 除了作为信号分子参与调控植物生理代谢过程外，还是一种活性氮，在植物体内过量积累会导致硝化胁迫(BARROSO JB, 2007; Corpas & Barroso, 2013)。研究表明，渗透压、重金属、极端温度胁迫以及机械损伤下 NO 在植物体内过量积累，均可对植物造成硝化胁迫(Valderrama et al, 2007; Corpas et al, 2011; Leterrier et al, 2012)。这也印证了 SNP 对植物具有双重性的作用。

本试验所测定的生长和生理指标受到 SNP-Al 互作影响呈现出不尽相同的变化趋势，进一步采用主成分分析的方法来进行综合评价各不同处理对 DH3229 生长和生理的影响。主成分分析 将多个具有相关性的原始变量通过线性变换降维重新组合成一组新的互相无关的综合指标来代替原来的指标(Shin et al, 2010)。综合评价结果：处理 3（0 mmol L^{-1} Al + 10 μmol L^{-1} SNP）综合主成分的分数最高，表明适当添加 SNP 对 DH3229 的生长生理有促进作用，处理 4（5 mmol L^{-1} Al + 10 μmol L^{-1} SNP）排名高于处理 2（5 mmol L^{-1} Al + 0 μmol L^{-1} SNP），表明施加适量

SNP 对铝胁迫有一定的缓解作用。处理 2 排名最后，表明 5 mmol L^{-1} Al 胁迫对 DH3229 的生长起了抑制作用，处理 6（5 mmol L^{-1} Al + 500 μmol L^{-1} SNP）和处理 5（0 mmol L^{-1} Al + 500 μmol L^{-1} SNP）排名靠后则表明高浓度的 SNP 也会产生硝化作用，对生长起抑制作用。

综上所述，施加适量的 SNP 可有效缓解铝对桉树生长的胁迫，高浓度则可能抑制桉树的正常生长，无缓效作用，SNP 具有双重性，选择适宜的 SNP 浓度是解决桉树铝毒害问题的关键。

参考文献

AKAYA M, TAKENAKA C, 2001. Effects of aluminum stress on photosynthesis of *Quercus glauca* Thumb[J]. Plant Soil, 237(1): 137-146.

BARROSO JB, 2007. Need of biomarkers of nitrosative stress in plants[J]. Trends Plant Sci, 12(10): 436-438.

BOSCOLO PRS, MENOSSI M, JORGE RA, 2003. Aluminum-induced oxidative stress in maize[J]. Phytochemistry, 62(2): 181-189.

CHEN PZ, LUO JG, WANG L, et al, 2004. Causation of sodium bisulfite affect photosynthesis in leaves of *Umbilical orange*[J]. Acta Agri Boreal-Occident Sin, 13(1): 69-75. 陈屏昭，罗家刚，王磊，等，2004. 亚硫酸氢钠影响脐橙叶片光合作用的原因[J]. 西北农业学报，13(1):69-75.

CORPAS FJ, BARROSO JB, 2013. Nitro-oxidative stress vs oxidative or nitrosative stress in higher plants[J]. New Phytol, 199(3): 633-635.

CORPAS FJ, LETERRIER M, VALDERRAMA R, et al, 2011. Nitric oxide imbalance provokes a nitrosative response in plants under abiotic stress[J]. Plant Sci, 181(5): 604.

HORST WJ, WANG Y, ETICHA D ,2010, The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review[J]. Ann. Bot, 106(1): 185.

HOU NN, 2009. Study of regulating mechanism of abscisic acid and antioxidative system on aluminum tolerance in soybean (*Glycine max* L.) [D], changchun: Jilin University:85-88.[侯宁宁, 2009. 脱落酸和抗氧化系统对大豆耐铝性的调控机制[D]. 长春: 吉林大学:85-88.]

HOU WJ, HU HZ, LU YY, 2016. Relieve effect of exogenous P on the *Eucalyptus* growth and physiological feature under Al stress [J]. J Northeast Fore Univ, 44(5): 5-9.侯文娟, 胡厚臻, 鲁莹莹, 等, 2016. 磷对铝胁迫下尾巨桉生长生理方面的缓解作用[J]. 东北林业大学学报, 44(5): 5-9.

HOU WJ, 2016. Effect of exogenous phosphorus and nitric oxide on the regulation of aluminum stress in Eucalyptus[D], Nanning: Guangxi University:58-62. [侯文娟, 2016. 外源磷和一氧化氮施加对桉树幼苗酸铝胁迫的调控[D], 南宁: 广西大学: 58-62.]

HUANG H, 2004. Present situation and the development countermeasures of construction of *eucalyptus* plantation in China[J]. Agric Res Appl, (6): 42-43.[黄晖, 2004. 我国营造桉树人工林的现状与发展对策[J]. 农业研究与应用, (6): 42-43.]

KOCHIAN LV, 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants [J]. Annu Rev Plant physiol, 46(1): 237-260.

LETERRIER M, AIRAKI M, PALMA JM, et al, 2012. Arsenic triggers the nitric oxide (NO) and

S-nitrosoglutathione (GSNO) metabolism in *Arabidopsis*[J]. Environ Pollut, 166(11): 136-143.

NGUYEN NT, HIEP ND, FUJITA K, 2005. Iron enhances aluminum-induced leaf necrosis and plant growth inhibition in *Eucalyptus camaldulensis*[J]. Plant Soil, 277(1-2): 139-152.

Nguyen N T, Mohapatra P K, Fujita K, 2003, Leaf necrosis is a visual symptom of the shift from growth stimulation to inhibition effect of Al in *Eucalyptus camaldulensis*[J]. Plant Sci, 165(1):147-157.

RICHARDS KD, SCHOTT EJ, SHARMA YK, et al, 1998. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Physiol, 116(1): 409-418.

SAXENA I, SHEKHAWAT GS, 2013. Nitric oxide (NO) in alleviation of heavy metal induced phytotoxicity and its role in protein nitration[J]. Nitric Oxide, 32(8): 13-20.

SHARMA SS, DIETZ KJ, 2009. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance[J]. Trends Plant Sci, 14(1): 43-50.

SHI H, YE T, ZHU JK, et al, 2014. Constitutive production of nitric oxide leads to enhanced drought stress resistance and extensive transcriptional reprogramming in *Arabidopsis*[J]. J Exp Bot, 65(15): 4119.

SHIN EC, CRAFT BD, PEGG RB, et al, 2010. Chemometric approach to fatty acid profiles in Runner-type peanut cultivars by principal component analysis (PCA)[J]. Food Chem, 119(3): 1262-1270.

TIAN X, LEI Y, 2006. Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings[J]. Biol. Plant, 50(4): 775-778.

VALDERRAMA R, CORPAS FJ, CARRERAS A, et al ,2007. Nitrosative stress in plants[J]. Febs Lett, 581(3): 453-461.

WANG HH, HUANG JJ, BI YR, 2010. Nitrate reductase-dependent nitric oxide production is involved in aluminum tolerance in red kidney bean roots[J]. Plant Sci, 179(3): 281-288.

WANG YS, YANG ZM, 2005. Nitric oxide reduces aluminum toxicity by preventing oxidative stress in the roots of *Cassia tora* L.[J]. Plant Cell Physiol, 46(12): 1915.

WANG SL, WANG P, WANG CY, et al, 2010. Chemical behavior of aluminum in the acidic rhizosphere of *Pinus massoniana Lamb*—A case study on its cultivation in acid forest soil in chongqing, China[J]. Chin J Appl Environ Biol, 16(4): 523-528.[王水良，王平，王趁义，等, 2010. 马尾松酸性根际环境中铝的化学行为——以重庆酸雨区马尾松林地土壤为例[J]. 应用与环境生物学报, 16(4): 523-528.]

WEI H, GUO J, ZHANG S, et al, 2006. The presence of phosphorylation form of D1 protein in its cross-linked aggregates in high light treated spinach leaves in *vivo*[J]. 科学通报(英文版), 51(1): 69-74.

WEI ZZ, 2015. Comparative study on the early growth of three *Eucalyptus* clones [D], Nanning: Guangxi University: 41-42.[韦子仲, 2015. 三个桉树无性系人工林早期生长对比研究[D], 南宁：广西大学: 41-42.]

WU YF, HUANG YQ, CHENG L, et al, 2012. *Eucalyptus* DH(32-29) was investigated in southern China[J]. Eucalypt Sci ＆ Technol, 29(2): 24-27.[吴永富，黄永钦，程亮，等, 2012. 尾巨桉DH_(32-29)无性系在我国南方种植状况调查[J]. 桉树科技, 29(2): 24-27.]

XIAO XX, LIU XH, YANG ZW, et al, 2005. Effect of aluminum stress on the photosynthesis of *longan* seedlings[J]. Chin J Trop Crops, 26(1): 63-69. [肖祥希，刘星辉，杨宗武，等, 2005. 铝胁迫对龙眼幼苗光合作用的影响[J]. 热带作物学报, 26(1): 63-69.]

YANG LJ, 2009. The role and the relationship of nitric oxide and ethylene in aluminum-reduced root elongation in *Phaseolus radiatus* L. [D], Xian: Shaanxi Normal University: 29-31. [杨利娟, 2009. NO 和乙烯在铝胁迫抑制绿豆根伸长中的作用及其相互关系研究[D], 西安: 陕西师范大学: 29-31.]

YANG LT, 2011. Aluminum-tolerance mechanisms of citrus and regulation of aluminum-toxicity by phosphorus and nitric oxide[D], Fujian: Fujian Agriculture and Forestry University: 59-62.[杨林通, 2011. 柑橘耐铝机理及磷和一氧化氮对铝毒的调控[D], 福建: 福建农林大学: 59-62.]

YANG M, WU YM, HUANG SX, et al，2011. Resistance physiological response of different fast-growing *Eucalyptus* clones to acid-aluminum stresses[J]. Sci Sil Sin, 47(6):181-187. 杨梅, 吴幼媚, 黄寿先, et al. ,2011. 不同桉树优良无性系幼苗对酸铝的抗性生理响应差异[J]. 林业科学, 47(6):181-187.

YANG M, TAN L, XU Y, et al, 2015. Effect of low pH and aluminum toxicity on the photosynthetic characteristics of different fast-growing *Eucalyptus* vegetatively propagated clones[J]. Plos One, 10(6): 1-15.

YE SM, 2007. Study on management models for *Eucalyptus* industrial plantation in Guangxi. [D], Beijing: Beijing Forest University: 167-172. 叶绍明, 2007. 广西桉树工业人工林经营模式研究[D], 北京: 北京林业大学: 167-172.

YIN L, MANO JI, WANG S, et al ,2010. The involvement of lipid peroxide-derived aldehydes in aluminum toxicity of Tobacco roots[J]. Plant Physiol, 152(3): 1406-1417.

YING XF, LIU P ,2005. Effects of aluminum stress on photosynthetic characters of soybean[J]. Chin J Appl Ecol, 16(1): 166-170.[应小芳, 刘鹏. ,2005. 铝胁迫对大豆叶片光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 16(1): 166-170.]

ZHANG H, LI YH, HU LY, et al, 2008. Effects of exogenous nitric oxide donor on antioxidant metabolism in wheat leaves under aluminum stress[J]. Russ J Plant Physiol-engl Tr, 55(4): 469-474.

ZHANG QM, CHEN RF, ZHAO XQ, et al, 2011. Effects of P on growth of rice seedling under Al stress and relationship between Al tolerance and P efficiency of the rice [J]. Acta Pedol Sin, 48(1): 103-111.[张启明, 陈荣府, 赵学强, 等, 2011. 铝胁迫下磷对水稻苗期生长的影响及水稻耐铝性与磷效率的关系[J]. 土壤学报, 48(1): 103-111.]

ZHANG ZL,1990. Experimental guidance on plant physiology.(second edition) [M]: Higher Education Press.[张志良, 1990. 植物生理学实验指导(第二版)[M]: 高等教育出版社.]

ZHOU Q, ZHU ZL, 2015. Effects of NaCl stress on seedling growth and mineral ions uptake, distribution and transportation of two varieties of *Carpinus* L.[J]. J Beijing For Univ, 37(12): 7-16 [周琦, 祝遵凌, 2015. NaCl 胁迫对 2 种鹅耳枥幼苗生长及离子吸收、分配与运输的影响[J]. 北京林业大学学报, 37(12): 7-16.]

ZHOU Q, ZHU ZL, SHI M, 2015. Effects of salt stress on growth, physiological and biochemical characteristics of *Carpinus turczaninowii* seedlings[J]. J Nanjing Fore Univ: Nat Sci Edi, 39(6): 56-60.[周琦, 祝遵凌, 施曼, 2015. 盐胁迫对鹅耳枥生长及生理生化特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版) 39(6): 56-60.]